

Réactions ioniques et conduite de la fertilisation en liaison avec la résistance à la sécheresse des oléagineux pérennes (palmier à huile et cocotier) ⁽¹⁾

M. OLLAGNIER ⁽²⁾

Résumé. — Il est malaisé de donner une définition des effets de la nutrition minérale sur la résistance à la sécheresse car en général les engrais agissent positivement sur les facteurs végétatifs (développement des plantes) et sur un certain nombre de composantes de la production (poids et/ou nombre de régimes du palmier à huile, nombre de noix et coprah par noix chez le cocotier). Mais dans tous les cas la sécheresse, survenant à un moment ou à un autre du cycle de formation des régimes (qui est de l'ordre de 26 à 28 mois pour le palmier à huile et de 12 mois pour le cocotier), réduit l'efficacité des engrais. Il se peut même chez l'arachide que des engrais, accroissant trop fortement la matière sèche végétale, aient finalement une influence dépressive sur la production s'il survient une trop forte période de sécheresse au moment de la fructification. Quoi qu'il en soit, le chlore a, dans des expériences réalisées sur le cocotier en Côte d'Ivoire et en Indonésie, un effet spécifique sur la résistance à la sécheresse qui s'explique par le fait que cet élément est impliqué dans l'économie de l'eau du cocotier, les stomates des plantes carencées en chlore ne fonctionnant pas normalement. Le palmier à huile est beaucoup moins sensible à la carence en chlore que le cocotier. La plupart des plantations de palmiers à huile étant réalisées en Afrique de l'Ouest à moins d'une centaine de kilomètres de l'océan Atlantique, on n'a pas observé d'effet visuel des chlorures aussi important que ceux que l'on peut trouver chez le cocotier.

Selon le schéma classique de Hsiao [1973] cité par Mengel [1978], le premier changement induit par un déficit hydrique est une réduction de la croissance foliaire. Elle est rapidement suivie par une réduction du potentiel hydrique au niveau de la membrane cellulaire et de la synthèse des protéines dans les tissus à potentiel de croissance élevé.

Lorsque le potentiel hydrique continue à décroître, les divisions cellulaires peuvent se réduire et les niveaux de certaines enzymes telles que la nitrate réductase décroissent. Les stomates peuvent alors se fermer avec, comme conséquence, une réduction de la transpiration et de l'assimilation de CO₂.

A ce stade, des changements secondaires se développent et d'autres traits associés au stress hydrique surviennent, tels que la réduction de la transpiration et de la translocation des produits de la photosynthèse. L'accumulation de sucres et de proline est observée et l'assimilation de CO₂ décroît à un niveau très bas.

Ces effets physiologiques sont accompagnés de changements anatomiques incluant l'apparition de cavités dans le xylème. Les feuilles les plus âgées deviennent sénescentes et se flétrissent lorsque le processus continue et, finalement, la plante meurt.

Ce schéma se vérifie chez le palmier à huile et le cocotier à travers de nombreuses expériences permanentes de fertilisation à long terme dans lesquelles nous pouvons relier, aux déficits hydriques antérieurs, les réponses aux engrais.

Rappelons que sur le palmier à huile l'influence de la pluviométrie joue à plusieurs niveaux dans le temps :

— 25 à 28 mois environ avant la récolte des régimes (20 à 22 avant la floraison) lors de l'expression mâle ou femelle des ébauches florales,

— lors d'une forte sécheresse survenant 4 à 5 mois avant l'anthèse, qui peut provoquer un avortement important des fleurs femelles,

— à l'époque de la fécondation, de la maturation.

Mais des compensations peuvent s'opérer entre nombres et poids moyens puis, au niveau de la composition des régimes, entre nombre et poids moyen des fruits.

Une modélisation précise des phénomènes peut être intéressante mais ne conduirait pas nécessairement à des résultats plus convaincants sur les phénomènes qui nous intéressent.

Sur le cocotier, la sécheresse de l'année précédant la récolte est à prendre en considération.

I. — RÉSULTATS CONCERNANT LE RÔLE JOUÉ PAR LE POTASSIUM DANS LA RÉSISTANCE À LA SÉCHERESSE

La sécheresse réduit l'efficacité des engrais potassiques.

Le tableau I indique les résultats d'expériences de fumure minérale réalisées sur palmier ou cocotier dans des régions sèches (Bénin, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire) et conduites sous pluviométrie naturelle ou sous irrigation.

Ces expériences sont conduites en conditions d'alimentation non limitantes en chlore.

Les réponses obtenues dans les expériences conduites sous irrigation sont beaucoup plus faibles que ce que le niveau de la nutrition potassique des feuilles permettrait d'attendre. Ceci est observé notamment dans l'essai irrigué sur cocotier où elles sont absolument nulles, malgré une teneur en K des feuilles très basse.

Dans l'expérience BN-CP 9 irriguée, la réponse moyenne au potassium est nulle pour KCl 1 et KCl 3, alors qu'elle atteint 40 à 50 kg de régimes dans l'expérience conduite sous pluviométrie naturelle.

(1) Communication présentée au Colloque sur la « Résistance à la sécheresse en milieu intertropical », tenu à Dakar (Sénégal), 24-27 septembre 1984.

(2) Directeur des Recherches de l'IRHO-CIRAD, 11, Square Petrarque, 75116 Paris (France)

TABLEAU I
A. — Expériences conduites en irrigation (*Irrigated trials*)

		KCl 0	KCl 1	KCl 2	KCl 3
Palmier à huile (<i>Oil palm</i>)					
BN-CP 9 — Bénin	1981/82	166	169	191*	158
en kg rég./arbre (<i>in kg FFB/tree</i>)	1982/83	141	144	161	148
Teneurs en K (<i>K levels</i>)					
	1982	0,810	0,905**	0,992**	1,004**
	1981	0,798	0,859	0,944**	0,925**
Cocotier (<i>Coconut</i>)					
BN-CP 1 — Bénin	1981/83	29,9	27,7	29,7	28,9
Coprah/arbre (<i>Copra/tree</i>) (kg)					
Teneurs en K (<i>K levels</i>) :					
	1982	0,537	0,773**	0,723**	0,945**

B. — Expériences sous pluviométrie naturelle (*Trials under natural rainfall*)

		KCl 0	KCl 1	KCl 2	KCl 3
Palmier à huile (<i>Oil palm</i>)					
PO-CP 20 — Bénin	1981/82	102	143*	152*	140*
en kg rég./arbre (<i>in kg FFB/tree</i>)	1982/83	52	59	60	61
Teneurs en K (<i>K levels</i>)					
		0,475	0,751**	0,903**	0,948**
Cocotier (<i>Coconut</i>)					
GD-CC1 — Côte d'Ivoire (<i>Ivory Coast</i>)	1982/83	70	81**	87**	
Nombre de noix (<i>No. of nuts</i>)					
Teneurs en K (<i>K levels</i>)					
		0,588	0,669**	0,721**	

La figure 1 montre les résultats de la même expérience de fertilisation en fonction des déficits hydriques observés 2 ans avant la récolte.

La réponse au chlorure de potassium peut varier de 50 kg de régimes/arbre (1 350 kg d'huile/ha), lorsque le déficit hydrique est modéré (1981/82), à une quinzaine de kilos (10 à 20) lorsque les déficits sont élevés ; elle devient presque nulle lorsque le déficit est très élevé.

Les régimes étant payés 7 F CFA/kg aux coopérateurs béninois, il faut au moins 10 kg de régimes pour rembourser 1 kg de chlorure de potassium. Dans ces conditions, la fumure n'est pas rentable 5 années sur 8 ; elle est profitable 2 années sur 8 et très profitable 1 année sur 8.

On peut comprendre, tout en le regrettant, que les responsables des coopératives n'utilisent plus les engrais. Si les régimes étaient payés à un prix comparable à celui de la Côte d'Ivoire (de l'ordre de 10 F CFA/kg), on pourrait en revanche, compte tenu des résultats obtenus sur une longue période, conseiller les engrais.

Les figures 2 et 3 montrent l'efficacité de la meilleure fumure : combinaison P1 et K2 sur palmier à huile, P1 sur cocotier, dans les deux expériences de fertilisation conduites sous irrigation, sur palmier (5 mm/jour) ou sur cocotier (2,5 mm/jour).

En culture irriguée (Fig. 2, 3) l'engrais ne régularise pratiquement pas la production.

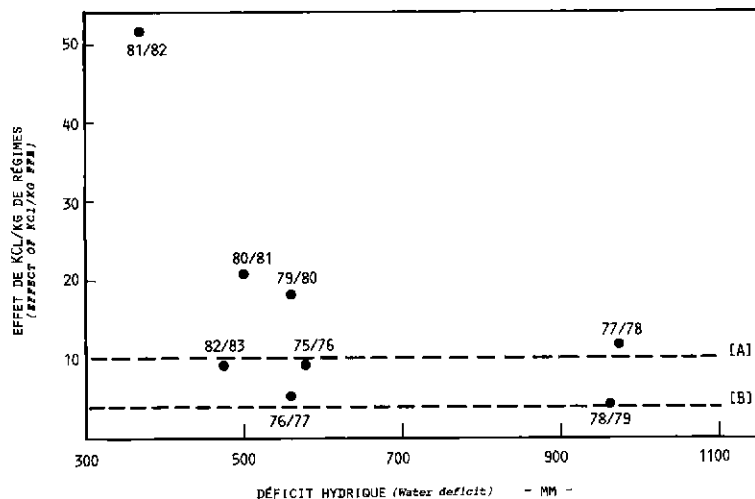


FIG. 1. — Bénin — Pobé CP 20 — Effet du chlorure de potassium en fonction du déficit hydrique (*Effect of KCl in function of water deficit*).

[A] Seuil de remboursement du coût de l'engrais au Bénin (*Break-even point in Benin*).

[B] Seuil de rentabilité aux conditions de prix de Côte d'Ivoire (*Break-even point at Ivory Coast prices*).

FIG. 2. — Bénin — Expérience d'irrigation sur palmier à huile (Irrigated trial on oil palm).

— : P1K2
- - : Témoin (Control).

[A] Creux correspondant à faibles pluies (Off-peak corresponding to low rainfall)

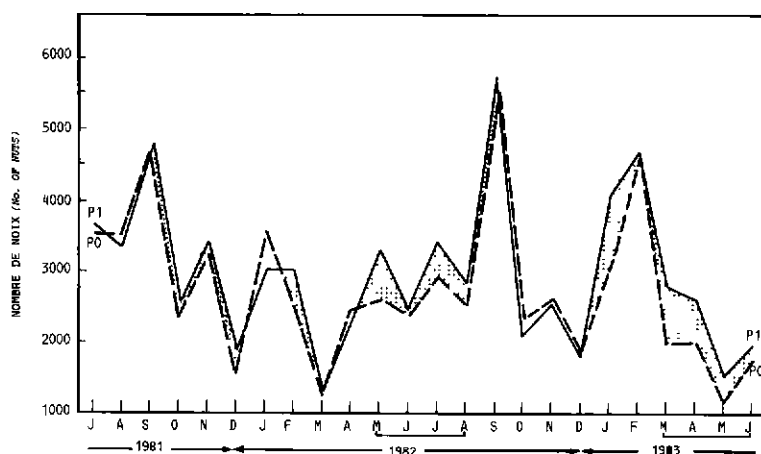
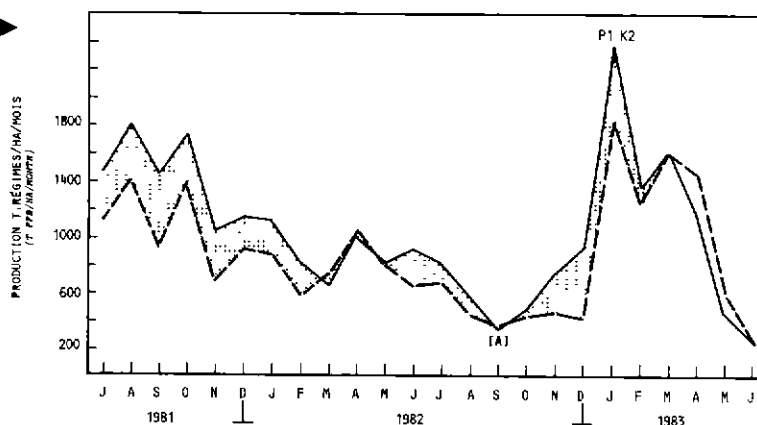


FIG. 3. — Bénin — Expérience d'irrigation sur cocotier (Irrigated trial on coconut).

— : avec (with) P,
- - : sans (without) P.

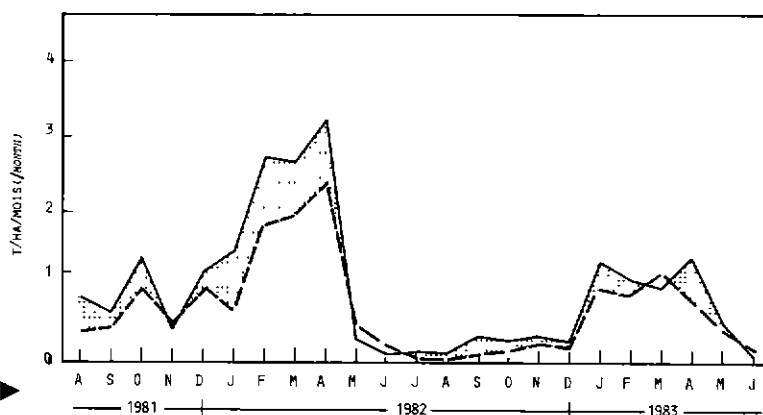


FIG. 4. — Bénin — Palmier à huile, réponse au potassium (Oil palm-response to K).

— : K3,
- - : K0.

La figure 4 (Bénin PO-CP 20, culture sèche) montre, dans le même essai, que l'effet du potassium n'est notable que pendant les pointes de production et que, par conséquent, il ne contribue pas à régulariser celle-ci. Il ne réduit pas non plus les fluctuations de production d'une année à l'autre.

Lorsque l'irrigation annule les déficits hydriques, on peut supposer que l'effet du chlorure de potassium est nul parce que le besoin de régulation stomatique n'existe plus. On est alors conduit à penser qu'en culture sèche, surtout lorsque les déficits hydriques sont importants, le rôle du chlorure de potassium s'exercerait essentiellement à travers une fonction de résistance à la sécheresse, et au niveau du fonctionnement stomatique.

La déficience phosphorée observée en culture irriguée au Bénin ne s'est jamais révélée en culture sèche.

II. — RÔLE JOUÉ PAR LE CHLORURE DANS LA RÉSISTANCE À LA SÉCHERESSE

Le tableau II présente l'analyse statistique des résultats de trois expériences de fertilisation réalisées dans le Nord et le Sud de Sumatra. Elles montrent essentiellement une action du **chlorure de potassium** au niveau des rendements.

Les niveaux de potassium sont élevés et supérieurs au niveau critique dans deux expériences (B et C), les niveaux de chlore sont très faibles dans les témoins des 3 expériences.

Il est admis depuis 1954 que le chlore est un élément essentiel de la nutrition minérale des plantes.

Jusqu'à une époque récente, les besoins en chlore des plantes cultivées étaient considérés comme très faibles et le mode d'action du chlore voisin de celui d'un oligo-

TABLEAU II. — Expériences de fertilisation conduites en Indonésie (*Fertilizer trials in Indonesia*)

	A		B		C	
	Sud (<i>South</i>) Sumatra Bergen PTP X (Plantation 1977)		Nord (<i>North</i>) Sumatra Bangun Purba PTP VI (Plantation 1977)		Nord (<i>North</i>) Sumatra Bah Lias Estate (Plantation 1974)	
Azote (<i>Nitrogen</i>)	1	2	1	2	1	2
N 0	24,9/16,6 1,88(n)	255/230	11,7 1,69	206	15,7 1,90	170
N 1	24,1/14,5 1,89(n)	245*/231	11,8 1,66	204	15,7 1,94	164*
N 2	22,7*/15,4 1,93(n)	245*/228	13,0 1,70	191	15,1 1,97**	162*
Phosphate de roche (<i>Rock phosphate</i>)						
P 0	22,4/15,8 0,109(p)	252/230	11,2 0,128	191	15,2 0,135	166
P 1	24,7*/15,8 0,113(p)	247/230	13,8 0,142**	204	15,6 0,152**	165
P 2	24,6*/16,0 0,113(p)	246/229	11,6 0,146**	207	15,5 0,153**	164
Chlorure de potassium (<i>Chloride of potassium</i>)						
KCl 0	17,2/11,4 0,686(K) 0,046(Cl)	203/178	8,7 1,41 0,037	168	11,4 1,50 0,12	131
KCl 1	27,0**/16,0** 0,819(K) 0,243(Cl)	262**/244**	15,7** 1,53** 0,257**	233**	16,7** 1,56* 0,43**	177**
KCl 2	27,5**/19,0** 0,892(K) 0,412(Cl)	279**/267**			18,7** 1,60** 0,53**	187**
Kiéserite						
Mg 0	23,8 0,172(Mg)	251/231	11,0 0,153	196		
Mg 1	23,9 0,181(Mg)	245/228	14,5 0,161	208	15,5 0,206	166
Mg 2			11,1 0,187**	197	15,6 0,205	165

1 : Kg de coprah/arbre/an (*Kg copra/tree/year*) ; Productions de (*in*) : 81/82 & 82/83 pour (*for*) PTPX ;
82/83 pour (*for*) PTP VI ;
1980 pour (*for*) Bah Lias.

2 : g de coprah/noix (*g copra/nut*).

Analyses foliaires
(*Leaf analyses*)

{ Bergen PTP X = 1981.
B. Purba PTP VI = 1983.
Bah Lias Estate = 1980.

Teneurs de la feuille en (*Leaf levels of*) :
n = azote (*nitrogen*) Cl = chlore (*chlorine*)
p = phosphore (*phosphorus*) Mg = magnésium.
K = potassium

élément. Les résultats obtenus sur le palmier à huile et le cocotier (plantes pour lesquelles des niveaux élevés de 0,5 à 0,6 p. 100 sur matière sèche paraissent nécessaires pour permettre une expression maximale de la dimension de l'amande du fruit — palmiste — et du poids des régimes sur le palmier à huile, du nombre de noix et de l'épaisseur de l'albumen sur le cocotier) étaient considérés comme circonstanciels et regardés avec scepticisme car les teneurs en Cl de 3 à 500 ppm que l'on trouve dans les cocotiers carencés en chlore sont très supérieures à celles des oligo-éléments classiques.

Quoi qu'il en soit, les multiples expériences de comparaison chlorure/sulfate d'ammoniaque, de potassium, magnésium et de sodium, réalisées par l'IRHO et d'autres organismes de recherche en Amérique latine, en Afrique de l'Ouest et en Extrême-Orient, nous permettent d'affirmer que le chlore est le seul élément responsable des accroisse-

ments de rendement des expériences B et C et qu'il doit jouer également un rôle important dans l'expérience A.

La figure 5 montre l'état de cocotiers recevant ou non du chlorure de potassium dans une expérience factorielle d'engrais réalisée dans le Sud de Sumatra (expérience A, Tabl. II). Cette photographie a été prise en novembre 1982 à la suite d'une période de forte sécheresse (7 mois consécutifs, de mai à novembre 1982, totalisant 345 mm de pluie). Les cocotiers sans KCl arrivent à un stade de dessèchement prononcé et de brisure des feuilles.

Le tableau III indique l'évolution semestrielle des productions de cette expérience. On peut remarquer l'effondrement des productions en 1983. Si l'effet du chlorure (de potassium) reste indiscutable en termes de pourcentage sur la production, il n'en est pas moins très réduit sur le plan économique.

FIG. 5. — Bergen-PTP X-Sud (South) Sumatra. — Effet du chlorure (de potassium) sur hybride PB-121 après une longue période de sécheresse (Effect of chloride (of potassium) on hybrid PB-121 after a long drought period)



TABLEAU III. — Indonésie (Indonesia) : PTP X — CCI
Productions semestrielles (Half-yearly production)

		1981	1982		1983	
		Effet 2	Effet 1	Effet 2	Effet 1	Effet 2
Noix/arbre (Nuts/tree)	KCl 0	49,3	36	55	10	10
	KCl 1	59,7	43	52	13	10
	KCl 2	52,1 (+2,8)	47 (+11)	54 (— 1)	18 (+ 8)	15 (+ 5)
Coprah/noix (Copra/nut) (g)	KCl 0	208	200	189	167	205
	KCl 1	267	257	264	224	232
	KCl 2	280 (+ 72)	278 (+78)	289 (+100)	245 (+78)	239 (+ 34)
Coprah/arbre (Copra/tree) (kg)	KCl 0	10,3	7,2	10,4	1,7	2,1
	KCl 1	15,9	11,1	13,7	2,9	2,3
	KCl 2	14,6 (+ 4,3)	13,1 (+ 5,9)	15,6 (+ 5,2)	4,4 (+ 2,7)	3,6 (+ 1,5)

C'est un exemple d'effet spectaculaire sur la résistance à la sécheresse, mais on voit qu'il ne faut pas en attendre de miracles.

Les effets du chlore sur la résistance du cocotier à la sécheresse sont également très nets en Côte d'Ivoire comme le montre le tableau suivant :

Côte d'Ivoire Abengourou

	Nombre de feuilles vertes	
	KCl	(—)
Novembre 1980	27,8 **	22,3
Mars 1981	20,1 **	9,7
Mars 1982	20,1 **	13,7

Nous attribuons dans cet essai l'effet du KCl essentiellement à Cl et non à K car les niveaux natifs de K (sans apport de KCl) sont proches du niveau critique, tandis que les niveaux de Cl sont très faibles dans cette situation éloignée de l'océan Atlantique.

Le chlore a une action nette sur un phénomène appelé « saignement » des cocotiers (Stem Bleeding) [Renard *et al.*, 1984].

Il s'agit d'une anomalie connue depuis 1906 sur le cocotier et signalée dans toute la zone inter-tropicale. Elle affecte également le cocotier hybride PB-121 (MAWA). En Indonésie, où les observations ont été faites, le pourcentage de cocotiers atteints et la gravité des symptômes varient selon les régions.

Deux expériences de fumure minérale révèlent le rôle primordial de la déficience chlorée dans l'apparition du Stem Bleeding mais les facteurs climatiques (années anormalement sèches) jouent un rôle dans l'expression des symptômes (Tabl. IV).

TABLEAU IV. — Indonésie (Sud Sumatra) — Influence du chlorure (de potassium) sur les teneurs des feuilles et le pourcentage de Stem Bleeding
(Indonesia — South Sumatra — Influence of KCl on leaf levels and P. 100 of Stem Bleeding)

	Teneur en Cl (Cl level)	Teneur en K (K level)	P. 100 Stem Bleeding
KCl 0	0,116	1,14	20,0
KCl 1	0,467	1,33	14,9
KCl 2	0,628	1,20	8,8
Niveau critique (Critical level)	0,5-0,6	1,2	

Le Stem Bleeding paraît constituer un désordre physiologique résultant de la sécheresse, favorable à l'installation d'un parasite de faiblesse, *Thielaviopsis paradoxa*.

III. — MÉCANISME PHYSIOLOGIQUE DE LA RÉSISTANCE À LA SÉCHERESSE INDUIT PAR K^+ OU Cl^-

Discussion

La déficience potassique sur palmier à huile et cocotier s'extériorise par deux types de symptômes visuels :

1 — des symptômes de type jaunissement, en particulier du milieu de la couronne, qui seraient la conséquence d'un mauvais fonctionnement des feuilles au niveau enzymatique ;

2 — des dessèchements des feuilles de la base, conséquence de leur mauvaise alimentation hydrique.

La déficience en chlore sur palmier et cocotier se manifeste uniquement par des symptômes du deuxième type qui, avant que l'IRHO n'entreprenne des études sur le chlore, étaient confondus avec les déficiences potassiques.

Le potassium et le chlore sont des éléments qui, à la différence de N ou P par exemple, ne sont jamais inclus dans la matière vivante. Ils sont les seuls ions qui ne fassent pas du tout partie des composés organiques des tissus. Une de leurs caractéristiques majeure et commune a trait à leur salinité et au rôle que celle-ci joue dans la turgescence des tissus.

Les entrées et sorties de potassium des cellules de garde coïncident de façon très précise avec l'ouverture et la fermeture des stomates. Les mouvements ont lieu même en l'absence de K, mais ils sont alors beaucoup plus lents.

Le potassium améliore la balance hydrique et la balance hydrocarbonée en raccourcissant les périodes pendant lesquelles l'état des stomates n'est pas adapté aux conditions de milieu : en activant la fermeture, il limite la transpiration dès qu'elle tend à s'exagérer, en activant l'ouverture, il permet la remise en route de la photosynthèse dès que le déficit hydrique n'est plus limitant [Martin-Prével, 1984].

Il est admis que le potassium des cellules de garde des stomates nécessite apparemment d'être contrebalancé par un élément à charge négative. Ce dernier peut être soit le chlore [Raschke et Fellows, 1971 ; Schnabl et Ziegler, 1977], soit un malate [Allaway, 1973]. Les malates sont synthétisés à l'intérieur des cellules de garde [Raschke et Humble, 1973]. Le rôle respectif ou relatif des malates, ou de Cl^- en tant qu'élément contrebalançant K^+ , semble dépendre de la disponibilité de Cl^- au niveau des cellules de garde [van Kirk et Raschke, 1978].

Des mesures d'ouverture stomatique ont été effectuées dans certaines expériences (Tabl. V).

L'hypothèse de départ est que l'on doit observer sur les cocotiers ou les palmiers carencés une ouverture des stomates moins durable à la fois au cours de la saison sèche et au cours de la journée. Les résultats des expériences 1 et 4 sont en accord avec cette hypothèse.

Les résultats des expériences 2 et 3 vont dans le sens opposé, probablement parce que les cocotiers avec chlorure de potassium sont beaucoup plus développés, ont plus de noix, plus de feuilles vivantes et ont perdu beaucoup plus d'eau par transpiration.

En Côte d'Ivoire, en saison sèche, dans l'expérience 5 sur palmier à huile, le chlorure de potassium réduit également les indices d'ouvertures stomatiques (par contre, l'application du sulfate d'ammoniaque les accroît). On explique ce résultat par une action destructurante du chlorure de potassium qui réduit la réserve en eau du sol.

TABLEAU V.

(méthode par infiltration d'alcool isopropylique de Molish)

	<i>Avec KCl</i>	<i>Sans KCl</i>	<i>Niveaux natifs</i> <i>Cl K</i>	
Expériences sur cocotiers				
Côte d'Ivoire :				
1 — Port-Bouët	5,5	5,0	élevé	faible
2 — Daloa	3,5	4,3	faible	élevé
3 — Gagnoa	6,8	7,4	faible	élevé
Indonésie :				
4 —	4,8 à 7,9	3,7 à 6,8	faible	élevé
Expérience sur palmiers à huile				
Côte d'Ivoire :				
5 — La Mé	8,0	8,5	élevé	faible

N.B. : Indice 0 = stomates fermés ; indice 12 = stomates ouverts

Pour interpréter l'ensemble de nos expériences, il faut prendre en considération :

— les niveaux natifs de potassium dans les sols, qui varient en fonction de la nature de ceux-ci : faibles dans les sols ferrallitiques et dans les sols alluviaux anciens, élevés dans les sols volcaniques et dans les sols alluviaux jeunes ;

— la nature des argiles à pouvoir de fixation faible (kaolinite), ou élevé (illites, chlorite, montmorillonite, vermiculite). Le pouvoir de fixation peut atteindre des valeurs très élevées, qui empêchent toute réponse marquée sur le métabolisme de la plante ;

— l'alimentation naturelle en chlore qui peut varier beaucoup, selon la distance des plantations par rapport aux océans [Delmas et Djouka, 1983].

Il n'existe jamais de carences en chlore sur palmier à huile en Afrique de l'Ouest car les plantations sont en général proches de l'océan Atlantique. Par contre, elles existent en Colombie, en Amazonie, au Zaïre, les nuages se formant dans les régions continentales ;

— l'importance des déficits hydriques.

Le tableau VI tente de résumer les cas auxquels nous avons été confrontés.

CONCLUSION

Besoins de recherches.

Il est montré que K et Cl doivent jouer un rôle important dans la régulation de l'alimentation hydrique via le mécanisme stomatique. Une partie du rôle de K^+ équivaut à celui de Cl^- dans ce mécanisme.

La réponse à K ou à Cl sur les rendements dépend de l'intensité des déficits hydriques, de la nature des sols, des apports de chlore par les pluies.

La preuve expérimentale de l'importance de la nutrition en chlore (Cl^-) étant acquise, grâce aux résultats de la recherche agronomique, il faut maintenant mieux préciser les bases du rôle physiologique de cet élément dans le métabolisme des oléagineux pérennes.

TABLEAU VI

		Alimentation potassique		
		très faible à faible	moyenne à faible	bonne
Alimentation hydrique bonne ou irrigation	Cl élevé	1 seul type de symptômes de déficience : jaunissements — Palmier en Indonésie.	Irrigation — Bénin — P. à huile, cocotier — pas ou peu de réponses à K(Cl).	Zone côtière de Malaisie et Indonésie : pas de réponse à KCl-Palmier.
	Cl faible			Philippines, Indonésie, C. Ivoire — Cocotier — ou Colombie sur palmier : réponse à (K)Cl.
Déficits hydriques importants	Cl élevé	C. Ivoire, Bénin, Cameroun, 2 types de symptômes de déficience : jaunissements et dessèchements palmier et cocotier.	Bénin, C. Ivoire sur palmier et cocotier : réponse à K(Cl).	
	Cl faible			Moyenne Côte d'Ivoire sur cocotier : réponse à (K)Cl.

- K(Cl) : réponse à K du chlorure de potassium,
 — (K)Cl : réponse à Cl du chlorure de potassium.

On se propose de vérifier l'hypothèse selon laquelle l'ion Cl^- pourrait remplacer l'acide malique pour constituer avec le K^+ l'osmoticum commandant l'ouverture stomatique ; l'ion Cl^- pourrait être l'un des ions intervenant dans la constitution d'un potentiel hydrique suffisamment négatif pour résister aux périodes de stress hydrique, l'ion Cl^- à très faible concentration étant indispensable au fonctionnement de la photosynthèse [Bove *et al.*, 1963].

Par ailleurs, on vérifiera les observations de von Uexkull [1984] et Foster [1983] qui ont, respectivement sur cocotier et palmier à huile, remarqué l'absence de chloroplastes dans les cellules de garde des stomates. Ceci leur suggère que la totalité de la famille des palmacées dépend de la présence d'une fourniture adéquate de Cl pour le fonctionnement stomatique.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ALLAWAY W. G. (1973). — Accumulation of malate in guard cells of *Vicia faba* during stomata opening. *Planta*, **110**, p. 63-70.
- [2] BERINGER E., TROLLDENIER (1978). — Influence of K nutrition on the response to environmental stress. In : *Potassium Research Review and Trends*, International Potash Institute, Bern, p. 189-222.
- [3] BOVE J. M., BOVE C., WATLEY F. R., ARNON D. I. (1963). — Chloride requirement for oxygen evolution in photosynthesis. *Naturforschung*, **18b**, p. 683-688.
- [4] DELMAS R., DJOUKA A. (1983). — Etude des apports atmosphériques de chlore aux sols en Basse Côte d'Ivoire (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **38**, N° 7, p. 429-437.
- [5] FOSTER H. L. (1983). — Communication personnelle.
- [6] HSIAO T. C. (1973). — Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **24**, p. 519-570.
- [7] KIRK C. A. Van, RASCHKE K. (1978). — Presence of chloride reduces malate production in epidermis during stomata opening. *Plant Physiol.*, **61**, p. 361-364.
- [8] LAÜCHLI A., PFLÜGER F. (1978). — Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. In : *Potassium Research Review and Trends*, International Potash Institute, Bern, p. 111-163.
- [9] MARTIN-PREVEL P. (1984). — *L'analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales* — Ed. Tech. et Doc., Lavoisier (Paris).
- [10] MENGEL K. (1978). — *Principles of plant nutrition*. International Potash Institute, Bern.
- [11] OLLAGNIER M., OCHS R., POMIER M., de TAFFIN G. (1983). — Action du chlore sur le cocotier hybride PB-121 en Côte d'Ivoire et en Indonésie (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **38**, N° 5, p. 309-321.
- [12] QUENCEZ P., de TAFFIN G. (1981). — Relation entre la nutrition potassique et la pluviométrie en culture de palmiers à huile et de cocotier (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **36**, N° 1, p. 1-7.
- [13] RASCHKE K., FELLOWS M. P. (1971). — Stomata movement in *Zea Mays*; shuttle of potassium and chloride between guard cells and subsidiary cells — *Planta*, **101**, p. 296-316.
- [14] RASCHKE K., HUMBLE G. D. (1973). — No uptake of anions required by stomata opening of *Vicia faba*. guard cells release hydrogen ions. *Planta*, **115**, p. 45-57.
- [15] RENARD J. L., BRAHMANA D., ROGNON F. (1984). — Comportement de l'hybride Nain Jaune × Grand Ouest Africain vis-à-vis du Stem Bleeding en Indonésie. Mise en évidence du rôle du chlore dans l'expression des symptômes (bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **39**, N° 6, p. 311-319.
- [16] SCHNABL H., ZIEGLER H. (1977). — The mechanism of stomatal movement in *Allium cepa* — *Planta*, **136**, p. 1-22.
- [17] UEXKULL H. R. von (1984). — Chlorine in the nutrition of palm trees. Icosanp Conference, Aug. 13-15, 1984 Kuala Lumpur (bilingue angl.-fr.). *Oléagineux*, **1985**, **40**, N° 2, p. 67-74.

SUMMARY

Ionic reactions and fertilizer management in relation to drought resistance of perennial oil crops (oil palm and coconut).

M. OLLAGNIER, *Oléagineux*, 1985, 40, N° 1, p. 1-10.

It is not easy to define the effects of mineral nutrition on drought resistance, since fertilizers usually act positively on vegetative factors (plant development) and on certain yield components such as weight and/or number of bunches in oil palm, number of nuts and copra/nut in coconut. But drought occurring at any given moment during the bunch-forming cycle, which lasts about 26-28 months for oil palm and 12 months for coconut, will always reduce the efficacy of fertilizers. It can even happen that in groundnut, fertilizers which increase vegetative dry matter too much finally have a depressive effect on yield if an excessively dry period occurs during fructification. However that may be, in trials carried out in the Ivory Coast and Indonesia, Cl has a specific effect on drought resistance in coconut, explained by the fact that this element is involved in water-saving by the coconut, since the stomata of plants deficient in Cl do not function normally. Oil palm is much less sensitive to Cl deficiency than coconut. As most oil palm plantations in West Africa lie within 100 km of the Atlantic, the visual effect of chlorides was much less marked on oil palm than on coconut.

RESUMEN

Reacciones iónicas y manejo de la fertilización en relación con la resistencia a la sequía de las oleaginosas perennes (palma africana y cocotero).

M. OLLAGNIER, *Oléagineux*, 1985, 40, N° 1, p. 1-10.

No es fácil definir los efectos de la nutrición mineral sobre la resistencia a la sequía, porque los fertilizantes suelen ejercer una acción positiva en los factores vegetativos (desarrollo de las plantas) y en cierto número de componentes de la producción (peso y/o número de racimos en la palma africana, número de nueces y copra por nuez en el cocotero). Ahora bien, en cada caso la sequía que ocurre en uno u otro momento del ciclo de formación de racimos (que es de poco más o menos 26 a 28 meses para la palma africana y 12 meses para el cocotero), disminuye la eficacia de los fertilizantes. Hasta es posible que en el mani unos fertilizantes produzcan un incremento excesivo de la materia seca vegetativa, teniendo al fin y al cabo una influencia depresiva en la producción en el caso de ocurrir un período de sequía excesiva en el momento de la fructificación. Sea lo que sea, en experimentos realizados sobre el cocotero en Costa de Marfil y en Indonesia, el cloro ejerce una acción específica sobre la resistencia a la sequía, que resulta de que este elemento interviene en la economía del agua del cocotero, por no funcionar normalmente los estomas de las plantas con carencia de cloro. La palma africana es mucho menos sensible que el cocotero a la carencia de cloro. Por encontrarse la mayoría de las plantaciones de palma africana en el África, occidental, a menos de un centenar de kilómetros del océano atlántico, no se observó un efecto visual de los cloruros tan importante como los que se notan en el cocotero.

Ionic reactions and fertilizer management in relation to drought resistance of perennial oil crops (oil palm and coconut) ⁽¹⁾

M. OLLAGNIER (2)

According to the classic outline of Hsiao [6] quoted by Mengel [10], the first alteration brought about by water stress is a reduction in leaf growth, quickly followed by lowered water potential of the cell wall and synthesis of proteins in tissues of high growth potential.

If water potential continues to drop, cell division can slow down and the levels of certain enzymes such as nitrate reductase fall. Then the stomata may close, with a consequent reduction in transpiration and CO₂ assimilation.

At this stage there are secondary changes, and other indications of water stress such as reduced transpiration and translocation of photosynthetic products appear. Sugars and proline accumulate and CO₂ assimilation reaches a very low level.

These physiological effects are accompanied by anatomical alterations, including the appearance of cavities in the xylem. The oldest leaves become senile and wilt if stress continues and the plant finally dies.

This sequence of events has been verified in oil palm and coconut through many permanent long-term fertilization experiments, in which we can relate responses to fertilizers to previous water deficits.

Let us recall that with oil palm the influence of rainfall makes itself felt at several levels in the course of time :

— about 25-28 months before bunch harvest (20-22 months after flowering) at the moment of sexualisation of the floral anlagens ;

— severe drought occurring 4-5 months before anthesis can cause considerable abortion of female flowers ;
— at the time of pollination, of ripening.

But a compensatory mechanism can operate between the number of bunches and mean weight and, as regards bunch composition, between the number and mean weight of the fruit.

An exact modelisation of the phenomena might be interesting but would not necessarily lead to more convincing findings about the ones which concern us.

With coconut, drought the year before harvesting must be taken into account.

I. — RESULTS CONCERNING THE ROLE OF POTASSIUM IN DROUGHT RESISTANCE

Drought reduces the efficiency of K fertilizers.

Table I gives the results of fertilizer trials carried out on oil palm or coconut in dry regions (Benin, S.W. Ivory Coast) either under natural rainfall or with irrigation.

Cl nutrition was not limiting in the trials.

Responses in the irrigated trials are much smaller than was to be expected in view of the K levels in the leaves. This was particularly marked in the irrigated coconut trial, where there was no response at all in spite of very low K levels.

In BN-CP 9 (irrigated) the mean response to K is nil for KCl 1 and KCl 3, whereas it reaches 40-50 kg/FFB in the experiment under natural rainfall.

Figure 1 shows the results of the same fertilizer trial (PO CP 20) depending on the water deficits recorded two years before harvesting. Responses to KCl can range from 50 kg FFB/tree (1 350 kg oil/ha) with a moderate deficit (1981/82) to 10-20 kg

(1) Communication presented at the Meeting on Drought Resistance in a Tropical Environment, held in Dakar (Senegal), 24th-27th September 1984.

(2) Director of Research, IRHO-CIRAD, 11, Square Petrarque, 75116 Paris (France).

when the deficit is high ; when it is very high, they dwindle to practically nothing.

Since the bunches are paid 7 F CFA/kg to the Benin co-operative farmers, it takes at least 10 kg bunches to repay 1 kg KCl. In such conditions, out of 8 years manuring is unprofitable for 5, profitable for 2 and very profitable for only 1.

It is understandable, if regrettable, that the managers of the co-operatives have given up fertilizers. If the purchase price were comparable to that paid in the Ivory Coast, i.e. about 10 F CFA/kg, we would then be justified in advising the use of fertilizers, in view of the results obtained over a long period.

Figs. 2 and 3 show the efficiency of the best manuring combination PIK2 on oil palm, P1 on coconut, in the two irrigated fertilizer trials in which oil palm gets 5 mm/day and coconut 2.5 mm.

It will be seen that with irrigation fertilizer has practically no regularizing effect on yield (Figs 2, 3).

Fig. 4 (Benin PO-CP 20, non-irrigated) shows that in the same trial the effect of K is only marked during yield peaks and that consequently it does not help to regularize production ; neither does it reduce yield fluctuations from one year to another.

It can be supposed that when irrigation cancels the water deficits, the effect of KCl is nil because there is no longer any need to regulate stomata opening. From this it may be assumed that in non-irrigated cultivation, KCl exerts its influence mainly through a drought-resistance function and is involved in stomata closure.

The P deficiency noted in irrigated cropping in Benin has never appeared in non-irrigated cultivation.

II. — THE ROLE OF Cl IN DROUGHT RESISTANCE

Table II gives a statistical analysis of the results of three fertilizer trials, A, B and C, conducted in North and South Sumatra, which chiefly demonstrate the action of KCl on yield.

K levels are high, above the critical level in trials B and C ; Cl is very low in the controls of all three trials.

Since 1954 it has been accepted that Cl is an essential element in the mineral nutrition of plants.

Until recent years, the Cl requirements of cultivated plants were considered to be very small and its mode of action to be similar to that of a micronutrient. The results obtained with oil palm and coconut, plants which seemed to need high levels, 0.5-0.6 %/dry matter, to give maximum expression to size of kernel and bunch weight in oil palm, number of nuts and thickness of meat in the coconut, were considered circumstantial and viewed sceptically because Cl levels of 300-500 ppm found in chlorine-deficient coconuts are well above those of the standard micronutrients.

However that may be, the many experiments comparing the chloride and sulphate forms of NH_4 , K, Mg and Na made by the IRHO and other research bodies in Latin America, West Africa and the Far East allow us to affirm that Cl is the sole element responsible for yield increases in trials B and C and that it must also play an important part in A.

Fig. 5 shows the state of the coconuts with or without KCl application in a factorial fertilizer trial in South Sumatra (trial A, Table II). This photo was taken in November 1982 after a severe drought lasting 7 successive months from May to November that year, during which a total of 345 mm of rain fell. The coconuts without KCl have arrived at an advanced stage of desiccation and breaking of the leaves.

Table III indicates the half-yearly evolution of yields in this trial. It will be seen that production collapsed in 1983. While there is still no doubt about the effect of KCl in terms of p. 100 yield, nonetheless it is very small from the economic standpoint.

It is one example of a spectacular influence on drought resistance, but it is obvious that no miracles can be expected.

The effects of Cl on drought resistance in coconut are also very clear in the Ivory Coast, as the table below shows :

Ivory Coast Abengourou	Number of green leaves KCl	(—)
November 1980	27.8**	22.3
March 1981	20.1**	9.7
March 1982	20.1**	13.7

In this trial we attribute the effect of KCl chiefly to Cl and not to K, as the native levels of the latter (without KCl application) are close to the critical level, whereas those of Cl are very low at this site, far distant from the Atlantic Ocean.

Cl has a marked action on a phenomenon called « stem bleeding » of coconuts [15], which has been known since 1906 and reported from all over the inter-tropical zone ; it also affects the hybrid coconut PB-121 (MAWA). In Indonesia, where the observations were made, the p. 100 of coconuts suffering from it and the severity of the symptoms vary from region to region.

Two mineral fertilizer trials show the predominant rôle of Cl deficiency in the appearance of stem bleeding, but climatic factors (abnormally dry years) play a part in expression of the symptoms.

Stem bleeding seems to be a physiological disorder resulting from drought and favourable to the installation of a weakness parasite, *Thielaviopsis paradoxa* (Table IV).

III. — PHYSIOLOGICAL MECHANISM OF DROUGHT RESISTANCE INDUCED BY K^+ or Cl^-

Discussion

K deficiency in oil palm and coconut manifests itself by two types of visual symptoms :

1. — yellowing, particularly of the centre of the crown, possibly as a consequence of enzymatic disfunction in the leaves ;
2. — drying of the leaves at the base because of inadequate water supply.

Cl deficiency in both oil palm and coconut causes symptoms of the second type only, and before the IRHO undertook research into Cl they were confused with those of K deficiency.

K and Cl are elements which, unlike N or P, are never included in the living matter. They are the only ions which form no part at all of the organic compounds of the tissues. A major characteristic common to them both is their salinity and the role which it plays in turgor.

The movement of K in and out of the guard cells coincides exactly with opening and closing of the stomata ; the movements occur even in the absence of K, but then they are much slower.

Potassium improves the water and carbohydrate balances by shortening the periods during which the state of the stomata is out of step with surrounding conditions : by stimulating closure, it limits transpiration as soon as it tends to become excessive, and by speeding up opening it helps to get photosynthesis going again when the water deficit is no longer limiting [9].

Apparently the K in the stoma guard cells needs to be counterbalanced by a negatively charged ion, which can be either Cl [13, 16] or a malate [1] ; malates are synthesized within the guard cells [14]. The respective or relative roles of malates or Cl^- in counterbalancing K^+ seems to depend on the availability Cl^- in the guard cells [7].

Measurements of stomata opening have been made in some trials, using the Mölish method by infiltration of isopropyl alcohol (Table V)

	With KCl	Without KCl	Native levels	
			Cl	K
Coconut trials				
Ivory Coast :				
1. Port-Bouet	5.5	5.0	high	low
2. Daloa	3.5	4.3	low	high
3. Gagnoa	6.8	7.4	low	high
Indonesia :				
4.	4.8-7.9	3.7-6.8	low	high
Oil Palm trial				
Ivory Coast :				
5. La Me	8.0	8.5	high	low

N. B. — Values : 0 = stomata closed ; 12 = stomata open.

The theory to start with is that in deficient oil palms or coconuts, the stomata will open for a shorter time, both during the dry season and during the day. The results of trials 1 and 4 confirm this theory.

Those of trials 2 and 3 contradict it, probably because coconuts

receiving KCl are much better developed, have more nuts, more living leaves and transpire a lot more.

In the Ivory Coast during the dry season, in trial 5 on oil palm, KCl also lowers the stomata opening values ; on the other hand, NH_4SO_2 increases them. We explain this result by a destructuring action of KCl, which reduces the soil water reserve.

For overall interpretation of our experiments, we have to take into account :

— native K levels in the soils, which depend on the nature of the latter : low in ferrallitic soils and ancient alluvions, high in volcanic and young alluvial soils ;

— the type of clays, whether their fixing power is low (kaolinite) or high (illites, chlorite, montmorillonite, vermiculite) ; fixing power can be very high, which stops any appreciable response by the plant's metabolism ;

— natural Cl supply, which can vary a great deal depending on the distance of the plantations from the ocean [4].

There are never any Cl deficiencies on oil palm in West Africa because plantations are usually close to the Atlantic, but they do exist in Colombia, Amazonia and Zaïre, where clouds form over continental regions ;

— the size of the water deficits.

Table VI attempts to sum up the cases with which we have been confronted.

CONCLUSION

Further research required.

It has been demonstrated that K and Cl must play an important part in the regulation of water supply via the stoma mechanism. Part of the role of K^+ is equivalent to that of Cl^- in this mechanism.

Yield response to K or Cl depends on the severity of the water deficits, the type of soil and the Cl contributed by rainfall.

Experimental proof of the importance of Cl nutrition (Cl^-) having been provided by the results of agronomic research, the time has now come for a more precise definition of the bases of this element's physiological role in the metabolism of perennial oil crops.

It is proposed to verify the theory according to which the Cl^- ion can replace malic acid to form with K^+ the osmoticum commanding stoma opening ; the Cl^- ion could be one of those entering into the constitution of sufficiently negative water

		K nutrition		
		Very low to low	Medium to low	Good
Good water supply or irrigation	high Cl	Only 1 type of deficiency symptom : yellowing of oil palm in Indonesia		Irrigation - Benin oil palm, coconut, Malaysia and Indonesia ; oil palm : no response to K (Cl).
	low Cl			Philippines, Indonesia, Ivory Coast - coconut, or Colombia, oil palm : response to (K) Cl.
Severe water deficits	high Cl	I. Coast, Benin, Cameroon : 2 types of symptom : yellowing and dessication, oil palm and coconut.		Benin, I. Coast, oil palm and coconut : response to K(Cl).
	low Cl			Mid I. Coast, coconut : response to (K)Cl.

K(Cl) : response to K of KCl.
(K)Cl : response to Cl of KCl.

potential to resist water stress periods, Cl^- at a very low concentration being indispensable to photosynthesis functioning [3].

In other respects, we will also examine the observations of von Uexkull [17] and Foster [3] who, on coconut and oil palm respectively, noted an absence of chloroplasts in the stomata guard cells, which suggested to them that the whole palm family depended on an adequate supply of Cl for stoma function.

AVEZ-VOUS PENSÉ À VOUS RÉABONNER ?